

Een populatie van het wit muizenootje *Auriculinella bidentata* (Montagu, 1808) en één vers aangespoeld leeg huisje van het meertandig muizenootje *Myosotella denticulata* (Montagu, 1803) in de Baai van Heist

Emmanuel Dumoulin & Ward Langerlaert

... (zou het gevoel van schoonheid überhaupt optreden bij de herkenning van een evenwicht, intenser naarmate de tegenstellingen *flagranter* zijn?).

[uit: Het principe van nieuwsgierigheid - D. Hillenius, 1978]

Inleiding

Tijdens een excursie naar de Baai van Heist op 3 april 2016, waarbij het de bedoeling was om fossiele schelpen te verzamelen in de er talrijk aanwezige en soortenrijke gruisbanken (Dumoulin 2002 en ongepubliceerde data), werden 3 aangespoelde lege huisjes van het wit muizenootje *Auriculinella bidentata* gevonden (col. W. Langerlaert). 1 subadult exemplaar werd ter plaatse in een gruisbank aan de oostelijke grens van het natuurreservaat (fig. 1, loc. A) aangetroffen. Het slakkenhuisje was ondoorzichtig en duidelijk een oud specimen van waarschijnlijk fossiele herkomst (zie verder). Het uitpluizen van een van dezelfde omgeving afkomstig klein gruismonster leverde nadien nog 1 subadult en 1 juveniel specimen met een recent voorkomen op (fig. 5). Voor zover wij weten zijn witte muizenootjes nooit eerder in de Baai van Heist aangetroffen. Omdat de twee laatstvermelde slakkenhuisjes er vrij vers uitzagen en deze beperkte verzamelcampagne al drie exemplaren opleverde, wekte dit ons vermoeden dat de soort in de onmiddellijke omgeving zou kunnen leven. Een gerichte zoekactie in potentiële habitats van het slakje langsheen de zeewaartse zijde van de oostelijke strekdam van de Zeebrugse voorhaven, in het natuurreservaat Baai van Heist, kon hier opheldering in brengen.

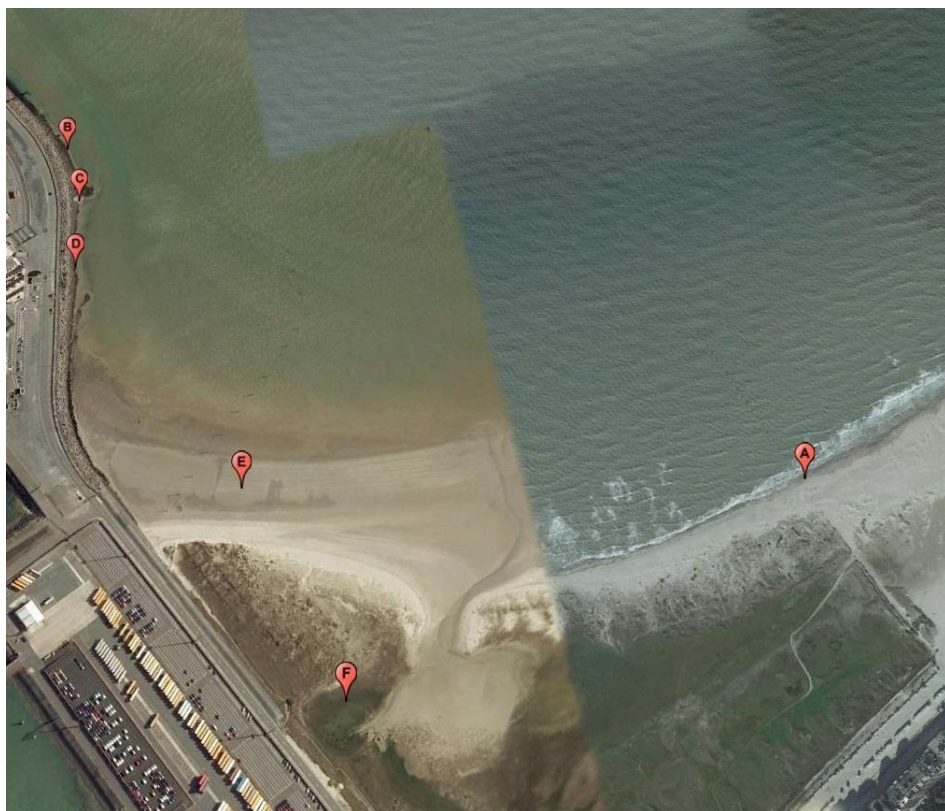


Fig. 1: situering van de genoemde locaties in de Baai van Heist

Op prospectie

Wij besloten om op 19 september 2016 de betreffende havendam uitgebreid te inspecteren op de eventuele aanwezigheid van het slakje. De kennis over waar precies in de getijdenzone gezocht moest worden, was ons bekend. Met name in het hoog mediolitoraal tot laag supralitoraal onder stenen rustend op een zandig-slibsubstraat waaronder "verluchting" mogelijk is (Dumoulin & Anthierens 2014).

De Baai van Heist ligt in de luwte van de havendam waar golfslag en stroming aanzienlijk getemperd zijn. Hierdoor kan veel slib worden afgezet en is de omgeving er niet aan sterke branding onderhevig. Dit zijn gunstige milieu-eigenschappen voor de vestiging van witte muizenootjes. De strekdam is hier hoofdzakelijk opgebouwd uit grote brokken gestorte blauwe hardsteen en, meestal op de hogere gedeelten, vaak ook basaltsteen.

Helemaal bovenaan bevindt zich een rij uniforme, naast elkaar gestapelde, reusachtige betonblokken. De voet van de dam is op vele plaatsen bezaaid met kleine brokstukken van eveneens blauwe hardsteen. Vele hiervan zitten stevig verankerd in de grond, andere liggen er losser bovenop. Het zijn vooral deze laatste die onze aandacht krijgen en op diverse niveaus aan de rand van de hoogwaterlijn gekeerd worden. Het hele gebied wordt verder gekenmerkt door een overwoekering van Japanse oesters *Crassostrea "gigas"*.

Rekening houdend met het tijdstip van laagwater startten wij onze zoekactie zo ver mogelijk zeewaarts op plaatsen die, voortgaande op kenmerken van het biotoop, eventueel *A. bidentata* konden herbergen (fig. 1, loc. B). De meeste stenen hier zaten stevig in de grond en konden vrijwel niet omgedraaid worden. Witte muizenootjes werden er ook niet gevonden. Zo'n 90 m meer landwaarts vóór een kleine uitsprong van de havendam (fig. 1, loc. C; fig. 2), waar zich een klein strandje kon ontwikkelen, lagen hoog in de vloedlijn enkele kleine brokken blauwe hardsteen. Deze zaten tamelijk stevig in de bodem vast, maar waren toch gemakkelijk te keren. Tot onze grote voldoening leverde het controleren van een eerste omgedraaide steen hier meteen al levende witte muizenootjes op, zo ook deze er vlak naast en enkele in de onmiddellijke omtrek (fig. 3). De omgeving van de vindplaats is tevens te karakteriseren als een soort "spoelhoek". Faasse (2015) brengt het lokale voorkomen van dergelijke biotopen in het Zeeuwse Deltagebied opnieuw onder de aandacht en wijst op de faunistische specificiteit ervan. Ook hoger in het litoraal zochten wij verder naar het slakje. Zo'n 115 m zuidwaarts van locatie C troffen wij, dit keer lager onder de hoogwaterlijn, nog enkele exemplaren aan (fig. 1, loc. D; fig. 4). Het tellen van de exemplaren leverde volgende resultaten op:

	Steen	Aantal	Substraat	
			Bodem onder steen	Onderzijde steen
Locatie C	1	1 subadult 1 juveniel	X	X
	2	2 juv.	X	
	3	1 juv.	X	
	4	1 juv.	X	
	5	3 subad. tot adult	X	
	6	7 subad. tot ad.	X	
	7	1 subad. + 4 juv. 1 juv.	X	X
	8	2 ad. + 3 juv.	X	
Locatie D	1	1 subad. tot ad.	X	
	2	2 subad. tot ad.		X

Tabel 1: Aantal waargenomen witte muizenootjes onder 10 stenen met opgave van hun plaats op het substraat.

De nummers die in de tabel aan de stenen gegeven werden zijn enkel bedoeld om aan te geven onder hoeveel wij er witte muizenootjes ontdekten. Zij staan gerangschikt in de volgorde waarop ze ter plaatse werden gecontroleerd. Vaak echter werden daartussen nog stenen bekeken maar zonder resultaat.



Fig. 2: omgeving "spoelhoek" langs de oostelijke havendam (bij opkomend tij)
(foto E. Dumoulin)

Het ruimere plaatje

Voortbouwend op de ecologische gegevens van Dumoulin & Anthierens (2014) over het slakje kunnen wij op basis van waarnemingen aan de populatie uit de Baai van Heist nog enkele nieuwe bevindingen toevoegen. Het betreft data in verband met de plaats in de getijdenzone waar ze levend voorkomen, bijkomende details over de aard van de bodem waarop ze werden aangetroffen en suggesties i.v.m. welk voedsel ze mogelijk consumeren.

Niveau in het litoraal. Op locatie D liggen de stenen waaronder de slakjes zaten een eind lager onder de gemiddelde hoogwaterlijn dan het geval is op locatie C. Dit betekent dat hun habitat hier bij elke vloed onder water komt te staan. Omdat het wit muizenootje

een longslak is, is dit op het eerste gezicht wat verwonderlijk. De periode van onderdompeling zal door de hogere situering van deze locatie in het litoraal echter korter van duur zijn.

Bodemgesteldheid. De bodem onder de stenen waarop wij het grootste deel van de witte muizenootjes aantreffen bestond uit een vrij grofkorrelig zand met fijn schelpgruis en was licht tot matig slibhoudend. Hiertussen bevonden zich meestal diverse grotere schelpfragmenten (vnl. van mossels). Wij konden vaststellen dat in de contactzone "steen-schelpfragmenten-bodem" deze grote schelpstukken vaak de aanleiding waren voor het ontstaan van kleine holtes onder de stenen. Ongetwijfeld creëren deze geschikte verblijfplaatsen en kunnen zij voor de slakjes eventueel ook functioneren als toegangswegen tot de onderkant van stenen. Deze holtes zijn ook een bron van "lucht", nodig voor de ademhaling van de diertjes.

Voedsel. Gegevens over het voedsel en het foerageergedrag van *A. bidentata* zijn zo goed als onbestaande. Voor zover ons bekend maakt enkel Morton (1954) er gewag van. Hij stelt: "*It is a deposit feeder on organic detritus, but it is without doubt somewhat selective; it does not take sand particles into the gut in appreciable volume, though its food is a good deal more mixed than that of the related Otina, ...*". Een selectieve depositievoeder dus, wordt verondersteld. Dit wil zeggen dat op het bodemsediment voorkomende voedseldeeltjes worden gegeten. Naar analogie met het wadslakje *Peringia ulvae* worden daarbij waarschijnlijk allerhande micro-organismen (Meadows & Anderson 1968) met de radula – die hiervoor wellicht specifiek moet zijn toegerust, vgl. de Frias Martins (2007) – van de zandkorrels en het eventueel aanwezige detritus geschraapt. Overeenkomstig de grootte van het diertje zullen vermoedelijk ook hele kleine sedimentpartikels (bijv. slibdeeltjes) ingeslikt worden en kan de epifauna ervan (hier vnl. bacteriën) tot voedsel dienen (Barnes & Greenwood 1978, Jensen & Siegismund 1980, Pascal *et al.* 2008). Omdat witte muizenootjes dikwijls ook onderaan op stenen vertoeven, veronderstellen wij dat ze daar ook foerageren. De wijze waarop zij zich hier voeden zal wellicht gebeuren door het afgrazen van epilithisch levende microflora & -fauna (o.a. blauwwieren en diatomeeën). Een techniek die enigszins verschilt van het grazen op zandkorrels (Lopez & Kofoed 1980). In verband met het foerageergedrag van *A. bidentata* vragen wij ons tevens af, gezien haar negatieve fototaxis (lichtschuwheid), of zij zich eventueel niet 's nachts tijdens laagwater van onder de stenen naar de onbeschutte bovenkant ervan begeeft om hier ook naar voedsel op zoek te gaan. Zoiets zou evenwel een risicovolle onderneming kunnen zijn vanwege het gevaar voor predatie (zie verder). Wil het wit muizenootje op een bepaalde vestigingsplaats haar areaal uitbreiden, dan zal zij echter sowieso genoopt zijn onder onbeschermde omstandigheden verplaatsingen te ondernemen; dit zou dan kunnen pleiten voor het optreden van laatstvermeld foerageergedrag.

Opvallend was ook dat, daar waar we de witte muizenootjes onder stenen op het bodemsubstraat aantreffen, zij zich doorgaans onder het centrale gedeelte van de steen ophielden. Allicht niet verwonderlijk, omdat daar de meeste beschutting tegen mogelijke predatoren geboden wordt. Voornamelijk langs de rand van de stenen zaten immers vaak talrijke specimens van de blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus* en ook juveniele strandkrabbetjes *Carcinus maenas*. Dat krabben in het algemeen wel een slakje lusten is bekend (Behrens Yamada & Boulding 1996).

Op de locatie C werd onder de stenen met *A. bidentata* dikwijls ook de snoerworm *Emplectonema gracile* en diverse springstaarten (2 soorten; Berg & Faasse 2003) aangetroffen. Ook kleine vlokreeftjes waren er wel eens van de partij. De randen van de stenen herbergden naast de twee al vermelde krabbensoorten soms ook concentraties gewone alikruik *Littorina littorea* en kluitjes van de gewone mossel *Mytilus edulis*. Dat de kruip-, graaf- en foerageersporen (vormen van "bioturbatie") van deze geassocieerde fauna mogelijk een bijdrage levert aan de "aeratie" van het sediment onder de stenen en dus de zuurstoftoevoer voor de witte muizenootjes werd al geopperd door Dumoulin & Anthierens (2014). Misschien fungeren deze sporen in sommige gevallen ook als "toegangspoort" voor het slakje tot de onderkant van stenen. Aan de bovenzijde van de stenen zijn Japanse oester, mossels en de Nieuw-Zeelandse zeepok *Elminius modestus* de dominante soorten. Onderaan een steen op locatie D troffen wij een aantal exemplaren van de effen vliesworm *Leptoplana tremellaris* (een platwormpje) aan (fig. 4).



Fig. 3: witte muizenootjes op substraat onder steen (locatie C)
(foto E. Dumoulin/W. Langerlaert)



Fig. 4: witte muizenootjes op gekeerde steen (locatie D) met effen vliesworm (rechts boven)
(foto W. Langeraert/E. Dumoulin)

Zoals hierboven al vermeld was één van de witte muizenootjes die op 3 april 2016 in een schelpgruisbank gevonden werd duidelijk geen vers exemplaar. Wij sluiten niet uit dat het eventueel een fossiel schelpje is van Pleistocene of Holocene ouderdom (zie hieronder). Paleontologische data over de soort in onze contreien zijn zo goed als onbestaande (Gittenberger *et al.* 1998). De twee overige specimens die toen verzameld werden hadden een doorschijnend slakkenhuisje en waren lichtjes afgesleten vanwege het heen en weer rollen in de branding, maar zullen zeer waarschijnlijk toch van recente herkomst zijn (fig. 5).

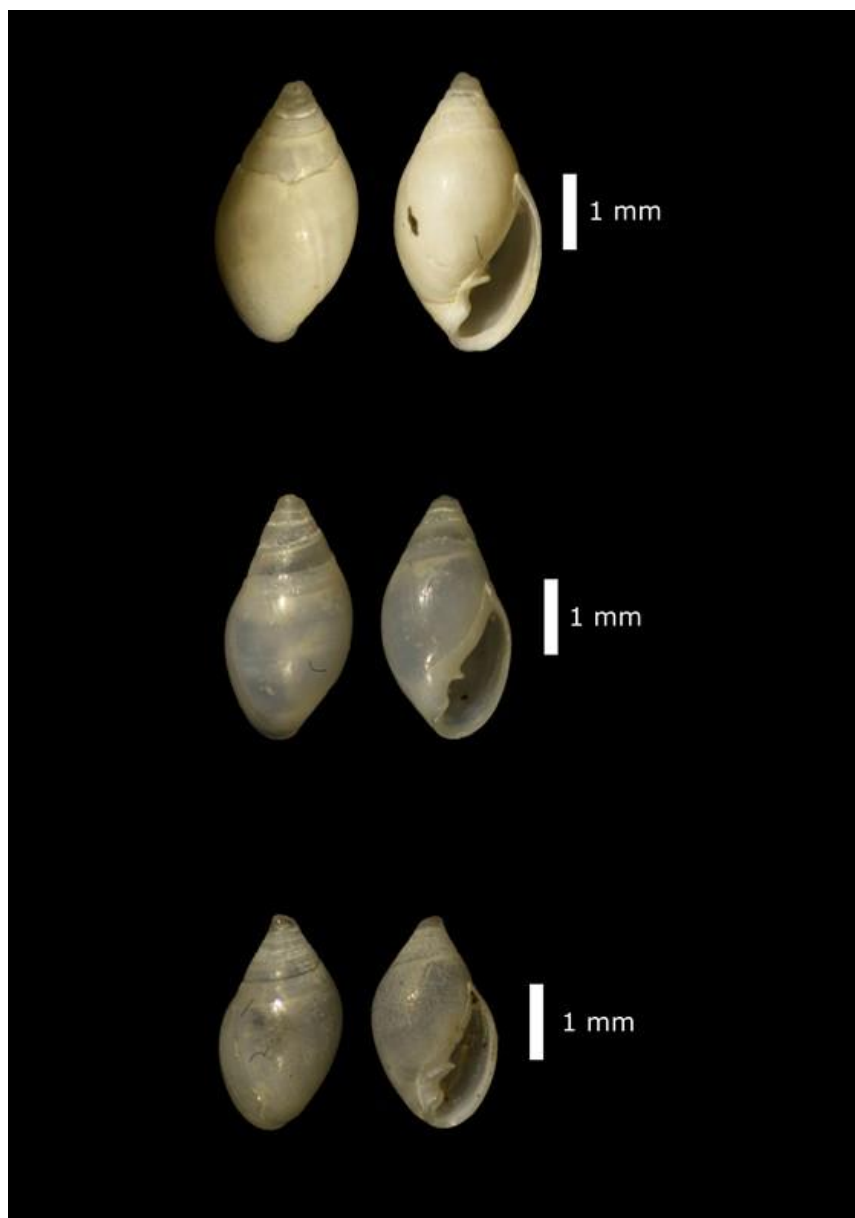


Fig. 5: lege witte muizenootjes uit gruisbank van de oostgrens van de Baai van Heist (locatie A)
(foto W. Langeriaert)

De andere muizenootjes

Gewoon muizenootje. De eerste zandopspuitingen op het strand ten westen van Heist dateren van einde jaren 1960. Ook daarna, tijdens de aanleg van de oostelijke havendam en vóór de periode van de oprichting van het natuurreservaat Baai van Heist, werden zandsuppleties uitgevoerd. Hierbij kwamen vele fossiele schelpen, voornamelijk afkomstig uit Pleistocene Eemiaan-afzettingen (interglaciale mariene periode tussen ca. 128.000 en 116.000 jaar geleden) aan de oppervlakte. Tussen dit vele Eemmateriaal waren in schelpgruisbanken, waarin overvloedig veel in de branding gerold turf aanwezig was, vaak ook zoetwatermollusken van, gezien de conservatietoestand, duidelijk recentere vermoedelijk Holocene datum (periode vanaf ca. 11.700 jaar geleden) aan te treffen. Ook het gewoon muizenootje *Myosotella myosotis* kon hierin af en toe gevonden worden. De slakkenhuisjes van deze laatste hadden nooit een vers uiterlijk; sommige waren crème-wit, andere bleekbruin, donker zwartbruin of blauwachtig gekleurd. In tegenstelling tot verse exemplaren waren zij alle vrijwel ondoorzichtig wat erop wijst dat de schelpjes een zekere graad van fossilisatie bereikt hebben, waarbij de bleke horentjes misschien de oudste specimens zijn (fig. 6). Wij vermoeden dat deze muizenootjes inderdaad afkomstig zijn uit Eemiaan en/of Holocene zoutmoerasafzettingen (Gittenberger *et al.* 1998) uit de ondergrond van vóór de kust waar ze werden opgebaggerd. Ook op 3 april 2016 werd 1 gelijkaardig, subadult lichtgrijs met roestvlekken gekleurd, exemplaar van dit slakje verzameld (col. W. Langerdaert).



Fig. 6: fossiele gewone muizenootjes uit gruisbanken van de Baai van Heist
(foto H. De Blauwe)

Landwaarts achter de duintjes aan de westzijde van het reservaat bevindt zich een lichte depressie in het bodemoppervlak (fig. 1, loc. F) die bij springtij via een getijdengeul regelmatig overstroomd wordt. Door de gestage slibaccumulatie die er plaatsgrijpt, ontwikkelt zich er op de voormalige strandvlakte een soort "embryonaal" schorbiotoop dat in de toekomst, na verdere aangroei, misschien vestigingsplaatsen voor het gewoon muizenootje kan bieden. Tot nog toe is zij er echter nog niet levend vastgesteld (Dumoulin 2012).

Gruisbanken

Het meeste schelpgruis wordt afgezet in het bovenste gedeelte van het "nat strand", op de helling die zich bevindt tussen de stormvloedlijn en de gemiddelde hoogwaterlijn. Dit is de zone waar de branding tijdens de periode van hoogwater het meest schelpen en schelpgruis uit het sediment kan spoelen, het herwerken en in bankjes afzetten. Bij afgaand tij worden op verschillende hoogtes langsheen deze helling vaak diverse schelpenbankjes gevormd. De Moor (2006) noemt dit heel toepasselijk de "terrassenzone". Aan de laagste en meest zeewaartse zijde van gruisbanken treft men dikwijls concentraties van slakkenhuisjes en kleine brokjes turfresten aan, dit is het zgn. "horentjesgruis". Het is zo dat horentjes, omwille van hun afgeronde vorm en mogelijk door de aanwezigheid van een kleine luchtbel in het slakkenhuis, bij eb verder zeewaarts meespoelen (rollen) dan schelpkleppen en schelpfragmenten (Dumoulin 2002). Turfbrokjes blijven, vanwege hun lichte gewicht, in het water langer in suspensie waardoor ook zij lager op het strand worden afgezet. Een complex natuurlijk sorteringsmechanisme dat van vele factoren afhankelijk is ... hoe buitengewoon toch!

Meertandig muizenootje. Na afloop van de hierboven beschreven prospectie op 19/9/2016 werd in de vloedlijn nog wat in gruisbanken naar schelpjes gezocht. Al zoekende deden wij op de plaats waar het "horentjesgruis" wordt afgezet (zie kadertekst; fig. 1, loc. E) nog de heel bijzondere vondst van een leeg huisje van het meertandig muizenootje *Myosotella denticulata*. Het betrof een volwassen exemplaar van 8 mm hoog, vers en geheel gaaf (fig. 7). Het is, voor zover wij weten, de eerste maal dat zij hier wordt vastgesteld. In tegenstelling tot het gewoon muizenootje, die een typische bewoner van het schor is, wordt het meertandig muizenootje meestal aangetroffen op een stenig substraat waar zij zich in spleten en holtes ervan ophoudt. Deze soort kan soms ook samen voorkomen met witte muizenootjes (de Bruyne *et al.* 2013). Het mogelijke biotoop van de soort in de Baai van Heist zal ongetwijfeld, zoals het geval is voor het wit muizenootje, ook gelegen zijn langsheen de oostelijke havendam (beschrijving zie hierboven). Wij vragen ons tevens af of de in deze omgeving zeer talrijk voorkomende

oesterriffen van *C. "gigas"* ook geen nieuwsoortig habitat kunnen vormen voor deze beide slakjes.

Niettemin staande oudere auteurs (Germain 1931, Adam 1947), met uitzondering van Fenaux (1939) en Watson (1943) die er reserves bij heeft, Montagu's "*denticulata*" als aparte soort aanhielden, werd zij in recentere tijden vaak toch nog als een variëteit of andere ecovorm van haar zustersoort het gewoon muizenootje beschouwd (Janssen 1975, Dumoulin 1990). Taxonomie is inderdaad, als gevolg van nog onvolledige "kennis", ook nooit geheel vrij van "trends". Nu er in de Lage Landen al wat meer exemplaren – waaronder levende *in situ* – van deze "meertandige vorm" zijn gevonden (alhoewel nog steeds zeldzaam), is op basis van schelpkenmerken en het verschil in habitat dat zij bewonen, helemaal duidelijk geworden dat het inderdaad *M. denticulata* betreft zoals ze bekend zijn van de Atlantische kusten van Noordwest-Europa (Sevo 1972, 1974, de Bruyne *et al.* 1998, 2013, Cameron & Riley 2008, Cadevall & Orozco 2016). In een vrij recente studie over de Ellobiidae beschouwt de Frias Martins (2007: p. 4) het aantal tandjes en/of verdikkingen in de mondopening echter als onbetrouwbare soortkenmerken, omdat zij intraspecifiek vaak erg variabel blijken te zijn. Heeft hij hier, voor wat het gewoon- en meertandig muizenootje betreft, een punt?

Over de locaties waar en in welke mate het meertandig muizenootje aan de Belgische kust voorkomt, beschikken wij over enkele literatuurgegevens alsook aanvullende persoonlijke data. Er is evenwel nog nood aan bijkomend inventarisatieonderzoek. Ook een nadere bestudering van de schelpkenmerken van beide *Myosotella*'s in relatie tot het habitat lijkt ons interessant om na te gaan in welke mate bij ons eventueel overgangsvormen tussen "*myosotis*" en "*denticulata*" voorkomen (Fenaux 1939, Watson 1943). Recent monitoringsonderzoek naar exoten op harde substraten uit estuaria bracht, als verrassende bijkomendheid, aan het licht dat in de Westerschelde het meertandig muizenootje minder zeldzaam is dan gedacht (Wijnhoven *et al.* 2015). Ook hier kunnen we echter de vraag stellen: gaat het om de "echte" *M. denticulata* s.s. of zijn het vormen van *M. myosotis* die neigen tot meer tandvorming op de buitenrand (palatale zijde) van de mondopening. Veel van dergelijke exemplaren vonden wij op 19 februari 2017 ook tussen losse stenen op de noordoever van de Kreek van Lombardsijde in de IJzermonding te Nieuwpoort.

Verspreiding van het wit muizenootje

De Bruyne *et al.* (2013) noteren in hun "Ecologische atlas van de mariene weekdieren" bij *M. denticulata* een zeer interessante opmerking, nl. dat bij de drie soorten muizenootjes "... doet zich het eigenaardige verschijnsel voor dat bij dieren met een schelp vanaf 2,5 windingen de binnenkant van de topwindingen verdwenen (opgelost) is: de schelpjes zijn van binnen hol." Montagu (1803: p. 234) schreef er in zijn befaamde "Testacea Britannica" al over en de Frias Martins (2007: pl. 4) maakt deze eigenschap

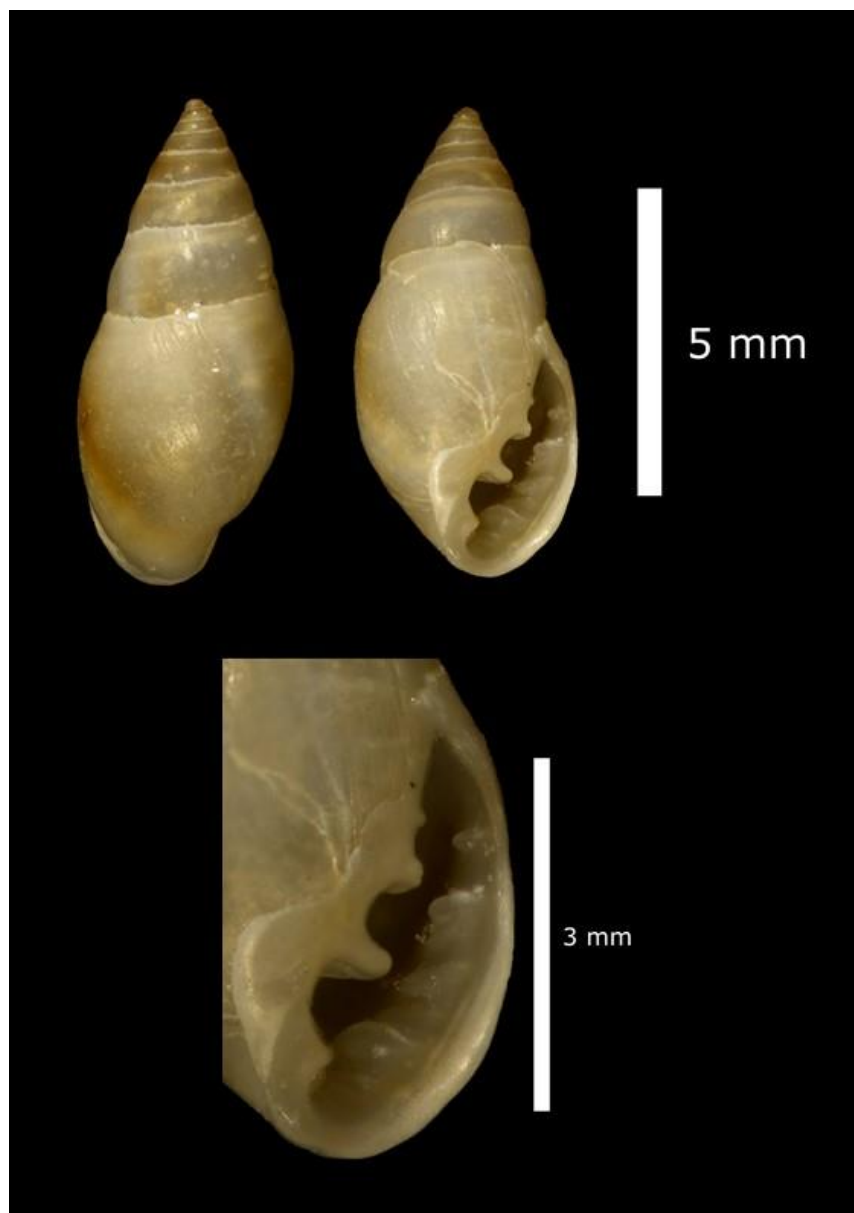


Fig. 7: leeg meertandig muizenootje uit gruisbank van de Baai van Heist (locatie E)
(foto W. Langerdaert)

aanschouwelijk. Heeft dit schelpkenmerk een functie in het leven van muizenootjes? Bij deze een gelegenheid om hierover wat te speculeren. Is deze ontstane holte binnen het slakkenhuisje een opslagruimte voor zuurstof en kan het diertje bij overspoeling tijdens vloedtij hiervan gebruikmaken voor ademhaling? Of fungeert deze eventueel met lucht gevulde ruimte als vlotter die het slakje een drijfvermogen bezorgt dat benut kan worden voor lokale verspreiding via het water? Dat mollusken uit het getijdengebied zo hun plaatselijk voorkomen kunnen uitbreiden is bekend (Armonies 1992).

Hoe echter de verspreiding van regio tot regio en in het bijzonder de introductie in een afgelegen locatie plaatsgrijpt blijft een onopgeloste maar boeiende vraag. Aangezien muizenootjes in hun voortplantingscyclus geen planktonisch larvaal stadium hebben (Meyer 1955, Morton 1955) zullen andere mechanismen hun ruimtelijke verspreiding moeten bewerkstelligen. Dat slakken die geen pelagische larven produceren vaak toch een groot verspreidingspotentieel bezitten op plaatsen waar hun geschikte habitats discontinu voorkomen, blijkt bijvoorbeeld uit het voorkomen van de ruwe alikruik *Littorina saxatilis* aan de Belgische kust (Johannesson & Warmoes 1990). Zoals Johannesson (1988) argumenteert, geldt dit vooral ook voor lange-afstand-verspreiding. Dit heeft te maken met het feit dat eierleggende en/of eierlevendbarende soorten slechts enkele individuen (of misschien slechts één bevrucht vrouwtje) nodig hebben om een nieuwe populatie te vormen. Vestiging en vorming van een nieuwe populatie door planktonische larven op lange afstand van een bronpopulatie zal zoals blijkt doorgaans moeizamer gebeuren (Christiansen & Fenchel 1979). Gezien de aan open zee-kusten gebonden levenswijze van het wit muizenootje komen er minstens twee scenario's voor (middel)lange-afstand-verspreiding in aanmerking: 1) meeliften op drijvende voorwerpen of 2) verplaatsing via vogels. Zelfstandig drijven over lange afstanden is wellicht weinig waarschijnlijk.

Het fenomeen van het drijvend meeliften (rafting) op zee van o.a. mollusken (incl. Pulmonata - longslakken) wordt uitvoerig behandeld door Thiel & Gutow (2005). Zij bespreken ook alle mogelijke "objecten" (wieren, plantenresten, afval, enz.) die voor rafting in aanmerking komen (Thiel & Gutow 2004). Welke drijfsubstraten witte muizenootjes zouden kunnen benutten blijft echter een open vraag. Wat de eventuele verspreiding door toedoen van vogels betreft komen er theoretisch, voortgaande op hun respectieve foerageergedrag, mogelijk drie soorten voor in aanmerking. Dit zijn steenloper *Arenaria interpres*, paarse strandloper *Calidris maritima* en oeverpieper *Anthus petrosus* (Gibb 1956, Harris 1979, Dierschke 1994, Boudewijn & Meijer 2007, Stikvoort *et al.* 2017). Uit diverse onderzoeken blijkt inderdaad dat vogels, vaak door hun specifieke predator-prooi-relaties (Weisser 2002), een belangrijke "vector" zijn bij de verspreiding van aquatische schelpdieren. De studies hierover hebben echter vrijwel uitsluitend betrekking op zoetwatermollusken (Wesselingh *et al.* 1999, Figuerola & Green 2002, Green & Figuerola 2005, van Leeuwen 2012). Over de eventuele impact van o.a. steltlopers en meeuwen in het mariene milieu op de verspreiding van mollusken is voor zover wij weten haast niets bekend. Naast de hierboven al vermelde soorten

foerageren ook nog de scholekster *Haematopus ostralegus*, kokmeeuw *Larus ridibundus*, zilvermeeuw *Larus argentatus* en sporadisch de wulp *Numenius arquata* op de plaatsen waar witte muizenootjes kunnen voorkomen. Of zij een rol zouden kunnen spelen in de verspreiding van *A. bidentata* is, gezien hun voedselkeuze, allicht te betwijfelen. Tenzij vormen van zoöchorie (zie verder), toepasselijk voor witte muizenootjes, bij hen kunnen optreden. Tevens is bekend dat naast de oeverpieper sporadisch ook andere zangvogels – waaronder koperwiek *Turdus iliacus*, zanglijster *Turdus philomelos*, grote lijster *Turdus viscivorus*, merel *Turdus merula*, spreeuw *Sturnus vulgaris*, graspieper *Anthus pratensis*, witte kwikstaart *Motacilla alba*, roodborstje *Erithacus rubecula* en zwarte roodstaart *Phoenicurus ochruros* – in de getijdenzone foerageren (Vader 1963, Feare 1967, pers. waarn.). Voor wat de Baai van Heist betreft zou iets dergelijks kunnen plaatsgrijpen tijdens de trekperiode waarbij vogels, na een lange vlucht vaak incidenteel en kortstondig, in voor hen atypische litorale habitats vertoeven. Bijvoorbeeld: op 5 september 2010 kon in de Westerschelde (Breskens) vastgesteld worden hoe een zwerm van een 40-tal spreeuwen er op de overblijfselen van een oud strandhoofd landden en prompt – maar voor korte duur – begonnen met voedselzoeken. Met de verrekijker (Swarowski 10x42) kon echter niet worden waargenomen welke prooien verschalkt werden. Verder is ook de zwarte kraai *Corvus corone* bij laagtij stevast in de getijdenzone, zowel op het nat-strand als op de havendam in de Baai van Heist, aan te treffen (pers. waarn.). Over het foeragegedrag en voedselkeuze van de bonte kraai *Corvus corone cornix*, een ondersoort van de zwarte kraai, in het intertidaal zijn data gepubliceerd door Berrow *et al.* (1991, 1992); zij zullen wellicht stroken met deze van de zwarte kraai (Vader 1963).

Steenlopers zijn vrij algemene overwintelaars in de Baai van Heist en worden bij laagtij voedselzoekend aangetroffen op de oostelijke havendam. Paarse strandlopers zijn hier sinds vele jaren niet meer waargenomen. Blijkt dat dit vogeltje omwille van de opeenvolgende zachte winters van de laatste decennia noordelijker blijft overwinteren (Becuwe *et al.* 2006). Hierdoor komt zij bij ons momentel niet meer in aanmerking als vector voor de verspreiding van slakjes op strand- en havenhoofden. Oeverpiepers worden telkenjare (slechts enkele individuen) als overwintelaars in de voorhaven van Zeebrugge waargenomen (pers. observaties).

Over hoe het eventuele "contact" tussen de witte muizenootjes en steenlopers of oeverpiepers kan plaatsgrijpen hebben wij het raden. Aangenomen dat de slakjes tijdens de duisternis hun schuilplaats verlaten kunnen zij verschalkt worden door steenlopertjes die ook 's nachts actief zijn. Of oeverpiepers in de donkerte foerageren is niet bekend. Zouden beide vogelsoorten mogelijk ook bij dag in aanraking kunnen komen met witte muizenootjes door ze bijvoorbeeld uit schuilholtes te peuten? Hoe zou verspreiding door vogels dan plaatsgrijpen? Klevend aan snavel, poten of verenkleed (ecto-zoöchorie) of via de faeces (endo-zoöchorie), waarbij horentjes de passage in het maag-darmkanaal overleven?

Van uit welke gebieden kolonisatie plaatsgrijpt, daar hebben wij tevens het gissen naar. De dichtstbijzijnde kleine populatie "was" (zie naschrift) deze in de zwinmonding (Dumoulin & Anthierens 2014). Of er ten zuidwesten van Zeebrugge aan onze kust nog vindplaatsen zijn van witte muizenootjes (bijv. te Oostende of Nieuwpoort) is ons niet bekend. Op welke locaties de soort in Noord-Frankrijk (Flandre Maritime en de Boulonnais) voorkomt weten we evenmin. Noordoostwaarts, in het Nederlandse deltagebied, blijkt dit slakje nog schaars verspreid voor te komen langs de oevers van de Oosterschelde (Faasse 2015). Het overleven van de soort daar zal te maken hebben met het feit dat we er kunnen gewagen van een metapopulatie (een populatie van populaties). De dynamiek van deze metapopulatie, d.w.z. de ruimtelijke populatie-ecologie, zorgt er wellicht voor dat het slakje op diverse plaatsen in de Delta kan overleven (Hanski & Gilpin 1991, Hanski 2002). "Rafting" van witte muizenootjes tegen de van zuidwest naar noordoost lopende reststroom in de zuidelijke Noordzee – d.i. de netto waterverplaatsing na incalcullering van de Kanaalstroom, de getijdenwerking, rivierafvoer, gemiddelde luchtdruk en windrichting, topografie, e.a. – (Ronday 1976: p. 207 v., Otto *et al.* 1990) lijkt ons eerder lastig. Daarnaast is langs het kustgedeelte tussen de haven van Zeebrugge en Het Zwin de richting van de reststroom anders georiënteerd. De aanwezigheid van de strekdammen van de haven, de nabijheid van de monding van de Westerschelde en de dicht bij de kust van Knokke-Heist liggende stroomgeul de Appelzak, zorgen hier voor zuidwest- en westwaarts lopende stroompatronen (Trouw *et al.* 2015). Kan dit dan ook invloed hebben op het eventueel lokale rafting-gedrag van *A. bidentata*? Maar zoals vaak in natuurstudie ook hier meer vragen dan antwoorden; en staan we op het juiste been als we ons laten "verleiden" tot interpretaties en hypotheses?

Tot slot

De ontdekking van het wit muizenootje in de Baai van Heist is de eerste vaststelling van een levende populatie aan de Belgische kust. De vondst van een vers leeg huisje van het meertandig muizenootje is nieuw voor de Belgische oostkust en doet sterk vermoeden dat ook zij levend voorkomt langs de oostelijke strekdam van de Zeebrugse haven. Toekomstige monitoring zal dit moeten uitwijzen. Dit toont ook aan hoe "menselijke" artefacten inderdaad bijzondere soorten, weliswaar kunstmatig, kunnen aantrekken.

Verder onderzoek aan de ecologie van *A. bidentata* lijkt ons zeer de moeite waard omdat zij een reminiscentie is van de "oervormen" van gastropoden (Eupulmonata of water-longslakken) die in geologische tijden vanuit zee het land kwamen bewonen. Witte muizenootjes zijn de levende getuigen van proto-longslakken die nog een nauwe "band" met het mariene milieu hadden. Het verder ontrafelen van hun overlevings- en voortplantingsstrategieën, op de grens van zee en land, kan ons wellicht meer inzicht geven in de paleoecologie van de "landslakken-in-wording". Ook het verband tussen *M. myosotis* en *M. denticulata* kan verder bestudeerd worden om bijvoorbeeld meer te weten te komen over de mate waarin omgevingsfactoren bepalend zijn voor het fenotype (o.a.

de schelpkenmerken) van deze nauwverwante "soorten" (sibling species). Of we met de vigerende opvatting over het begrip "soort" wel koosjer zitten, is een complexe aangelegenheid (Stamos 2003). Als blijkt dat "species" voornamelijk op te vatten zijn als de expressie van processen (een soort is wat zij doet) – veeleer dan als materiële entiteiten – dan zijn de implicaties en consequenties voor ons denken en spreken erover heel groot (Lockwood 2012).

Hete hangijzers in de biologie zijn de kennis van verspreidingsmechanismen bij bepaalde categorieën van ongewervelden, waaronder landslakken (Clobert *et al.* 2002, Cameron 2016: p. 312 v.). Voor wat de muizenootjes aangaat is hierover niets bekend. Zoals al aangegeven hebben de enige, min of meer analoge, voorhanden zijnde gegevens hierover betrekking op zoetwatermollusken. Over de rol van steltlopers en in het mariene getijdengebied vertoevende "zangvogels" bij de verspreiding van mollusken is eveneens quasi niets bekend. Een potentieel interessant onderzoeks-topic (?).

Naschrift

Dat door menselijke activiteiten kwetsbare soorten plaatselijk ook kunnen geëlimineerd worden blijft tevens een harde realiteit. Met name in januari 2017 moesten wij tot onze grote ontsteltenis vaststellen dat het habitat van de recent in de zwinmonding te Cadzand-Bad aangetroffen kleine populatie van het wit muizenootje (Dumoulin & Anthierens 2014), als gevolg van de uitbreidingswerken aan Het Zwin, helaas! is vernietigd. Het is te betwijfelen, nu deze vindplaats geheel is bedolven onder lagen brokken blauwe hardsteen, dat er nog levende slakjes aanwezig zijn. Wij betreuren dat, niettegenstaande Stichting Het Zeeuwse Landschap op de hoogte was van het bestaan van de populatie en het hierboven vermelde artikel ook is verschenen in het tijdschrift van de Zeeuws-Vlaamse natuurvereniging 't Duumpje (jaargang 41 nr. 3, p. 12-14 - herfst 2015), er geen extra moeite is gedaan om de locatie tijdens de werken te ontzien. Door Rijkswaterstaat opgelegde extra veiligheidsnormen, om gevreesde erosie van de duinvoet nabij de vindplaats te voorkomen, liggen hier aan de basis van (P. Lozie *in lit.* 30/1/2017). Was bijkomende versteviging van de oever van de zwingoel op de plaats waar de witte muizenootjes leefden zo dringend nodig, terwijl de oude stenen dijk tegen de duinvoet er nog aanwezig is? Maar wellicht hebben op een rampscenario gebaseerde "veiligheidsnormen" geprevaleerd bij de planning van deze werken.

Vanuit de aanname dat alle instanties betrokken bij de uitbreidingswerken van Het Zwin op de hoogte waren gebracht van de aanwezigheid van een populatie witte muizenootjes, willen wij hier attenderen op het schril contrast in de wijze waarop er mee is omgesprongen. Tijdens onze prospectie in september 2014 hanteerden wij bovenal het principe van "zorgzaamheid", d.w.z. werd minutieus alles in het werk gesteld om de populatie niet te beschadigen (Dumoulin & Anthierens 2014). Daartegenover staat het door de aannemer – die is aangewezen op de richtlijnen van de opdrachtgever –

"onbezonnen" vernietigen van het habitat van het slakje in de winterperiode 2016-2017. Hierbij rijst de vraag of vaak zeldzame, heel habitatspecifieke en gespecialiseerde soorten dienen te wijken voor het creëren van "nieuwe natuur". Voor Het Zwin betekent dit laatste echter slechts meer van hetzelfde, met name slik en schor. De vindplaats van het wit muizenootje was duidelijk een meerwaarde, temeer omdat het mogelijk een kleine restpopulatie van een historische vestiging van de soort betreft. Of is er toch nog een kleine hoop dat witte muizenootjes er overleefden en/of door het plaatsen van de al vermelde steenblokken nieuwe mogelijkheden zijn geschapen om in de toekomst (her)kolonisatie mogelijk te maken?

Summary

On April 3rd 2016 three empty shells of the Pulmonate two-toothed white snail *Auriculinella bidentata* were found washed ashore in a shell grit bank at the eastern border of the nature reserve Baai van Heist (municipality Knokke-Heist). One subadult specimen was clearly an old shell, very probably of fossil Pleistocene or Holocene origin. The other two snails (1 subad. and 1 juvenile) showed small traces of weathering but certainly had a recent appearance. This prompted our presumption that the species could possibly live *in situ* in the Baai van Heist.

On September 19th 2016 we searched for the species along the eastern mole of the outer port of Zeebrugge, situated within the reserve. At two localities in the mediolittoral zone we could find various live specimens of *A. bidentata* under stones. The features of the habitats in which they have been found were in conformity with those known from the literature. Moreover we could ascertain that two-toothed white snails living nearer to the coastline occurred lower beneath the mean tide level than their congeners from a more seaward finding spot. Most of the snails were dwelling on the substrate under stones. We also noticed that larger shell fragments, mainly from mussels, created small cavities under the stones. These could serve as shelter or air-chamber to provide oxygen for respiration. For the first time *A. bidentata* is now recorded alive along the Belgian coast.

On the same day we found a fresh empty shell of the multi-toothed mouse-eared snail *Myosotella denticulata* in a shell grit bank at the shore of the Baai van Heist. We presume that this species may also live in this nature reserve under similar environmental conditions as the two-toothed white snail. So far however, it has not been discovered *in situ*. In Belgium this species is known from the IJzer estuary, but it is new to the eastern part of the coast.

From the late 1960s until the 1990s the beach area of the Baai van Heist was repeatedly raised with sand dredged offshore of the harbour of Zeebrugge. In grit banks consisting of shells and debris washed out from these sediments, empty specimens of the mouse-eared snail *Myosotella myosotis* have been found on rare occasions. These were clearly old shells of a fossil nature, presumed of Pleistocene (Eemian) and/or Holocene age.

Nowadays an embryonic saltmarsh is developping in the Baai van Heist which will create potential habitats for mouse-eared snails. Up to now the species has not yet been observed living on this site.

Regarding the foraging behaviour of *A. bidentata* it is assumed that she is a selective deposit feeder, mainly browsing on sediment particles (epipsammic browsing). Perhaps the snail also browses the epilithic microflora and -fauna from stones, on which she often dwells.

Characteristic for the three Ellobiidae is that specimens as from 2.5 whorls onward the columella in the top of the spire is resorbed. By this a small cavity develops in the snail's shell. We wonder if this cavity has a function in the life of the animals. For instance it may serve as a kind of float for local dispersal or as an air reservoir for respiration during flood at high tide.

We further ask ourselves how *A. bidentata*, considering her non-planktonic life cycle, could have colonized the Baai van Heist. We suggest two possible dispersal mechanisms: rafting and kinds of zoochory. The latter can take place via birds foraging in the snail's habitat, especially turnstones and rock pipits. Also other bird species may be eligible for zoochory, *e.g.* oystercatcher, curlew, herring gull and possibly some songbirds which occasionally dwell in the intertidal area during migration or in the winter season.

Dankbetuigingen

Dank aan Koen Maréchal (natuurwachter bij het Agentschap voor Natuur en Bos) voor het verlenen van toelating om in de Baai van Heist te prospecteren. Verder dank aan Hans De Blauwe voor het realiseren van de foto van *M. myosotis* en aan Marco Faasse voor het geven van enig advies over springstaarten uit het litoraal. Tevens dank aan Jan Haspeslagh (bibliothecaris VLIZ) voor het leveren van een relevante extra publicatie. En ten slotte ook dank aan de redactie van De Strandvlo; Guido voor het kritisch nalezen van de tekst en Ingrid voor het lay-outen.

Literatuur

- Adam, W. (1947). Révision des mollusques de la Belgique: I. Mollusques terrestres et dulcicoles. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 106: 1-298, pl. I-VI.
- Armonies, W. (1992). Migratory rhythms of drifting juvenile mollusks in tidal waters of the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 83: 197-206.
- Barnes, R.S.K.; Greenwood, J.G. (1978). The response of the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae* (Pennant) to sediment of differing particle size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 43-54.

- Becuwe, M.; Lingier, P.; Deman, R.; De Putter, G.; Devos, K.; Rappé, G.; Sys, P. (2006). Ecologische atlas van de paarse strandloper en de steenloper aan de Vlaamse kust 1947-2005. VLIZ Special Publication 33. Vlaams Instituut voor de Zee, Oostende: 183 p.
- Behrens Yamada, S.; Boulding, E.G. (1996). The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 204: 59-83.
- Berg, M.; Faasse, M. (2003). De springstaart *Axelsonia littoralis* nieuw voor de fauna van Nederland (Hexapoda: Collembola). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 19: 101-104.
- Berrow, S.D.; Kelly, T.C.; Myers, A.A. (1991). Crows on estuaries: distribution and feeding behaviour of the Corvidae on four estuaries in southwest Ireland. *Irish Birds* 4: 393-412.
- Berrow, S.D.; Kelly, T.C.; Myers, A.A. (1992). The diet of coastal breeding hooded crows *Corvus corone cornix*. *Ecography* 15(4): 337-346.
- Boudewijn, T.J.; Meijer, A.J.M. (2007). De kolonisatie door flora en fauna van betonblokken op het zuidelijk havenhoofd te IJmuiden: Betonblokken als foerageergebied voor paarse strandlopers en steenlopers. Eindrapport. Rapport nr. 07-051/Nota WSA 07.06. Bureau Waardenburg, Culemborg: 108 p.
- Cameron, R.; Riley, G. (2008). *Keys for the identification of land snails in the British Isles*. Field Studies Council, Shrewbury. Occasional Publication 79: 1-84.
- Cameron, R. (2016). *Slugs and snails*. William Collins, London: 508 p.
- Cadevall, J.; Orozco, A. (2016). *Caracoles y babosas de la península Ibérica y Baleares*. Omega Ediciones, Barcelona: 818 p.
- Christiansen, F.B.I.; Fenchel, T.M. (1979). Evolution of marine invertebrate reproductive patterns. *Theoretical Population Biology* 16(3): 267-282.
- Clobert, J.; Danchin, E.; Dhondt, A.A.; Nichols, J.D. (eds) (2002). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford: 452 p.
- de Bruyne, R.H.; Wallbrink, H.; Neckheim, C.M.; de Vries, J.N. (1998). Grensgevallen: het Witte muizenootje *Auriculinella erosa* (Jeffreys, 1830) en het Meertandig muizenootje *Ovatella denticulata* (Montagu, 1803) in Nederland. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging* 304: 107-110.
- de Bruyne, R.; van Leeuwen, S.; Gmelig Meyling, A.; Daan, R. (red.) (2013). Schelpdieren van het Nederlandse Noordzeegebied: Ecologische atlas van de mariene weekdieren (Mollusca). Uitgeverij Tirion, Utrecht & Stichting ANEMOON, Lisse: 414 p.
- de Frias Martins, A.M. (2007). Morphological and anatomical diversity within the Ellobiidae (Gastropoda, Pulmonata, Archaeopulmonata). *Vita Malacologica* 4: 1-28.
- De Moor, G. (2006). *Het Vlaamse strand: geomorfologie en dynamiek*. Vlaams Instituut voor de Zee, Oostende: 154 p.

- Dierschke, V. (1994). Food and feeding ecology of purple sandpipers *Calidris maritima* on rocky intertidal habitats (Helgoland, German Bight). *Netherlands Journal of Sea Research* 31(4): 309-317.
- Dumoulin, E. (1990). De brakwatermollusken van België: autecologie en verspreiding. *De Strandvlo* 10(2): 26-69.
- Dumoulin, E. (2002). Fossielen in de Baai van Heist. *Het NMOotje* 8(4): 4-22.
- Dumoulin, E. (2012). Ontdekking van het schorrenslakje *Limapontia depressa* Alder & Hancock, 1862 en het Gray's kustslakje *Assimineia grayana* Fleming, 1828 in de Baai van Heist: het aardige van een jeugdnatuurexcursie & andere beschouwende uitweidingen. *De Strandvlo* 32(3): 87-103.
- Dumoulin, E.; Anthierens, A. (2014). Een oud vermoeden bevestigd: het wit muizenootje *Auriculinea bidentata* (Montagu, 1808) levend in Het Zwin (Cadzand-Bad, Nederland). *De Strandvlo* 34(4): 110-122.
- Faasse, M. (2015). Een halve eeuw achteruitgang van het Wit muizenootje *Auriculinea bidentata* (Montagu, 1808) in Nederland. *Spirula* 40(3): 11-12.
- Feare, C.J. (1967). Terrestrial birds feeding in the littoral zone. *British Birds* 60(10): 412-414.
- Fenaux, A. (1939). Variations des genres *Alexia* et *Leuconia* et descriptions d'espèces nouvelles. *Journal de Conchyliologie* 83: 42-45, 1 pl.
- Figuerola, J.; Green, A.J. (2002). Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47(3): 483-494.
- Germain, L. (1931). Mollusques terrestres et fluviatiles (deuxième partie). *Faune de France* 22. Lechevalier, Paris: p. 479-897, I-XIV, pl. I-XXVI.
- Gibb, J. (1956). Food, feeding habits and territory of the rock pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 98(3): 506-530.
- Gittenberger, E.; Janssen, A.W.; Kuijper, W.J.; Kuiper, J.G.J.; Meijer, T.; van der Velde, G.; de Vries, J.N. (1998). *De Nederlandse zoetwatermollusken: Recente en fossiele weekdieren uit zoet en brak water*. Nederlandse Fauna 2. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden: 288 p., 12 pl.
- Green, A.J.; Figuerola, J. (2005). Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Diversity and Distributions* 11(2): 149-156.
- Hanski, I.; Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42(1-2): 3-16.
- Hanski, I. (2002). Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. *in*: Clobert, J.; Danchin, E.; Dhondt, A.A.; Nichols, J.D. (eds). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford: p. 283-298.
- Harris, P.R. (1979). The winter feeding of the turnstone in North Wales. *Bird Study* 26(4): 259-266.
- Janssen, A.W. (1975). Systematische lijst van Nederlandse recente en fossiele mollusken. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie* 12(4): 115-170.

- Jensen, K.T.; Siegismund, H.R. (1980). The importance of diatoms and bacteria in the diet of *Hydrobia*-species. *Ophelia* Suppl. 1: 193-199.
- Johannesson, K. (1988). The paradox of Rockall: why is a brooding gastropod (*Littorina saxatilis*) more widespread than one having a planktonic larval dispersal stage (*L. littorea*)? *Marine Biology* 99(4): 507-513.
- Johannesson, K.; Warmoes, T. (1990). Rapid colonization of Belgian breakwaters by the direct developer, *Littorina saxatilis* (Oliv) (Prosobranchia, Mollusca). *Hydrobiologia* 193: 99-108.
- Lockwood, J.A. (2012). Species are processes: a solution to the 'species problem' via an extension of Ulanowicz's ecological metaphysics. *Axiomathes* 22(2): 231-260.
- Lopez, G.R.; Kofoed, L.H. (1980). Epipsammic browsing and deposit-feeding in mud snails (Hydrobiidae). *Journal of Marine Research* 38(4): 585-599.
- Meadows, P.S.; Anderson, J.G. (1968). Micro-organisms attached to marine sand grains. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48(1): 161-175.
- Meyer, K.O. (1955). Naturgeschichte der Strandschnecke *Ovatella myosotis* (Draparnaud). *Archiv für Molluskenkunde* 84(1/3): 1-43.
- Montagu, G. (1803). *Testacea Britannica or Natural History of British Shells, Marine, Land, and Fresh-Water, Including the Most Minute: Systematically Arranged and Embellished with Figures*. Part I. J. White, London: i-xxxvii, [1], 1-291 p.
- Morton, J.E. (1954). The crevice faunas of the upper intertidal zone at Wembury. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 33(1): 187-224.
- Morton, J.E. (1955). The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 239(661): 89-160.
- Otto, L.; Zimmerman, J.T.F.; Furnes, G.K.; Mork, M.; Saetre, R.; Becker, G. (1990). Review of the physical oceanography of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 26(2-4): 161-238.
- Pascal, P.-Y.; Dupuy, C.; Richard, P.; Haubois, A.-G.; Niquil, N. (2008). Influence of environment factors on bacterial ingestion rate of the deposit-feeder *Hydrobia ulvae* and comparison with meiofauna. *Journal of Sea Research* 60(3): 151-156.
- Ronday, F.C. (1976). Modèles hydrodynamiques. *in*: Nihoul, J.C.J; Ronday, F.C. (ed.). Nationaal onderzoeks- en ontwikkelingsprogramma; Leefmilieu water; Project zee; Eindverslag; Boekdeel 3; Hydrodynamische modellen. Diensten van de eerste minister; Programmatie van het wetenschapsbeleid, Brussel: 270 p.
- Sevo, S. (1972). Contribution a l'étude de la faune malacologique dans le "Westhoek". *Bulletin de la Société d'Ecologie, Brunay* III(2): 192-207.
- Sevo, S. (1974). Note sur la répartition en Belgique de trois mollusques gastéropodes terrestres peu connus: *Acme inchoata* (Prosobranchies, Acmidae), *Abida frumentum* (Stylommatophores, Vertiginidae) et *Alexia denticulata* (Basommatophores, Ellobiidae). *Malacological Review* 7: 1-14.

- Stamos, D.N. (2003). *The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Lexington Books, Lanham: 381 p.
- Stikvoort, E.; de Maat, B.; Castelijns, H. (2017). Voedsel van Oeverpiepers (*Anthus petrosus littoralis*) in Het Verdrongen Land van Saefdinghe. Rapportage Natuurbeschermingsvereniging De Steltkluut, Terneuzen: 24 p.
- Thiel, M.; Gutow, L. (2004). The ecology of rafting in the marine environment: I. The floating substrata. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 42: 181-263.
- Thiel, M.; Gutow, L. (2005). The ecology of rafting in the marine environment: II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43: 279-418.
- Trouw, K.; Zimmerman, N.; Wang L.; De Maerschalck, B.; Delgado, R.; Verwaest, T.; Mostaert, F. (2015). Scientific support regarding hydrodynamics and sand transport in the coastal zone: literature and data review coastal zone Zeebrugge - Zwin. Version 4.0. *WL Rapporten*, 12_107. Flanders Hydraulics Research, Antwerp: 74 p. + appendix p. A1-A4.
- Vader, W.J.M. (1963). Zangvogels als predatoren van zeedieren. *De Levende Natuur* 66(4): 85-87.
- van Leeuwen, C.H.A. (2012). Speeding up the snail's pace: bird-mediated dispersal of aquatic organisms. PhD thesis Radboud University, Nijmegen: 175 p.
- Watson, H. (1943). Notes on a list of the British non-marine Mollusca. *Journal of Conchology* 22(1): 13-22.
- Weisser, W.W. (2002). The effects of predation on dispersal. *in*: Clobert, J.; Danchin, E.; Dhondt, A.A.; Nichols, J.D. (eds). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford: p. 180-188.
- Wesselingh, F.P.; Cadée, G.C.; Renema, W. (1999). Flying high: on the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. *Geologie en Mijnbouw* 78: 165-174.
- Wijnhoven, S.; Engelberts, A.; Dekker, A. *et al.* (2015). Non-indigenous species inventory of estuarine intertidal areas; a comparison of estuaries and habitats using a hard substrate transect methodology. Pilot study within the frame of the INTERREG IV A 2 Seas project SEFINS commissioned by the NVWA. Monitor Taskforce Publication Series 2015 - 07, Royal Netherlands Institute for Sea Research, Yerseke, The Netherlands: 96 p.

Emmanuel Dumoulin
edumoulin@belgacom.net

Ward Langeriaert
langeriaert.ward@gmail.com